Der

Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der Venia legendi

der

hohen philosophischen Fakultät

der

K. B. Friedrich-Alexanders-Universität zu Erlangen

vorgelegt

von

Dr. phil. Enoch Zander.

Erlangen, 1903.

Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob.

85

Der

Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden.

Morphogenetische Studien

von

Dr. phil. Enoch Zander.

Mit 14 Figuren im Text.

Erlangen, 1903.
Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob.

15

Einleitung.

Dank der allgemeinen Vorliebe für die Beschäftigung mit den Insekten sind die morphologischen Gesetze, welche die Gestalt der Mundwerkzeuge, die Anordnung des Flügelgeäders oder den Bau der inneren Organsysteme des Insektenkörpers beherrschen, ziemlich genau bekannt, sodass es nicht schwer fällt, sich durch die Lektüre der Fachliteratur eine klare Vorstellung davon zu erwerben. Weniger erfreulich sind dagegen unsere Kenntnisse der männlichen Geschlechtsanhänge der Insekten. Zwar berichten sehr viele Aufsätze über zahlreiche Beobachtungen tüchtiger Entomologen und in den systematischen Abhandlungen werden die Genitalapparate als ein bequemes und zuverlässiges Mittel für die sichere Unterscheidung sonst schwer zu trennender Arten ausführlich erwähnt. Wenn man aber versucht, ein zusammenfassendes Bild der geradezu verwirrenden Mannigfaltigkeit in den äusseren Geschlechtsanhängen nach jenen Beschreibungen zu entwerfen und aus den einzelnen Beobachtungen das gemeinsame Formgesetz abzulesen, so erkennt man, wie unfruchtbar und arm an grossen Gedanken die bisherige, deskriptive Arbeit war. Ausserdem ist die Nomenklatur auf diesem Gebiete so unklar und widersprechend, die Formschilderung der verschiedenen Autoren so ungleichwertig, dass man sich bald entschliesst, statt der Bücher die Natur selbst zu Rate zu ziehen. Es rächt sich eben hier, wie in vielen anderen Fällen, der Mangel eines festen Arbeitsplanes, welcher den Untersucher auf bestimmte Fragen hinweist und ihn veranlasst, seine Beobachtungen zielbewusst anzustellen.

Da ich beim Beginn meiner eigenen Studien vor 5 Jahren den durchaus unbefriedigenden Zustand lebhaft empfinden lernte, habe ich versucht, eine bessere Ordnung zu schaffen, indem ich in bewusstem Gegensatz zur bisherigen registrierenden Art der Untersuchung hauptsächlich entwicklungsgeschichtliche Studien begann, um vielleicht dadurch eine Lösung der Frage zu finden, ob die im entwickelten Zustande so different erscheinenden Kopulationsapparate männlicher Hexapoden einen einheitlichen Plan des morphogenetischen Aufbaues erkennen lassen oder nicht.

Selbstverständlich war von vornherein die Beschränkung auf einige mögichst differente Typen geboten, da die Untersuchung sämtlicher Insektengruppen die Kraft eines einzelnen Beobachters übersteigt. Durch das Studium der männlichen Genitalanhänge der Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren konnte ich feststellen, dass die denkbar vollkommenste morphogenetische Übereinstimmung die Geschlechtsanhänge der von mir untersuchten Pterygoten während der frühesten Phasen der Entwicklung beherrscht. Ich zweifle nicht, dass auch die übrigen Ordnungen der Insekten dem gleichen Gesetze unterworfen sind. Bevor ich meine Befunde darlege, ist es jedoch notwendig, das fertige Organ zu betrachten.

A.

Der Bau des fertigen Apparates.

Wie meine Untersuchungen ergeben haben, wird der Kopulationsapparat der Insekten in der Regel nicht allein von ventralen Anhängen der Haut gebildet, sondern es nehmen auch Stücke des benachbarten Hautskelettes Anteil an seinem Aufbau, sodass in jedem Falle die eingehende Berücksichtigung des Chitinpanzers geboten ist.

Die chitinöse Kutikula des Insektenleibes, das Exoskelett bildet nicht einfach einen zylindrischen Schlauch von gleichmässiger Dicke, sondern stellt sich als eine Hülle mit Zonen von verschiedener Chitinstärke dar, an dem wir abgesehen vom Kopfe, stärker chitinisierte Segmentringe und zarte Intersegmentalmembranen, welche dieselben verbinden, unterscheiden können.

Die Zahl der Segmentringe ist verschieden, je nachdem wir Embryonen, Larven oder ausgebildete Insekten untersuchen. Wie Heymons (11 d) bei Orthopteren, Odonaten, Ephemeriden und Lepisma nachgewiesen und für andere Insektengruppen wahrscheinlich gemacht hat, besteht der embryonale Insektenkörper aus einem primären Kopfstücke, einem primären Analstücke oder Telson und 14 zwischen Kopf und Telson liegenden Segmenten, sodass wir hinter dem Kopfstücke einschliesslich des Telson 15 embryonale Segmente zählen. Verlässt das Insekt als junge Larve das Ei, so ist diese hohe Segmentalzahl nur ausnahmsweise (Odonaten) nachweisbar. In der Regel erkennen wir bloss 13 larvale Segmentringe, die schwach chitinisiert und durch seichte Ringfurchen von einander getrennt sind.

Während nach Heymons (11 d) die Odonaten auch im entwickelten Zustande noch 15 Segmente besitzen, erleiden bei den meisten übrigen Insektengruppen die 13 larvalen Segmente während der Metamorphose Modifikationen, sodass am ausgebildeten Insekt ihre Zahl nur durch eingehende vergleichende Studien festgestellt werden kann. Die drei vorderen Segmente büssen ihre gegenseitige Beweglichkeit rasch ein und verschmelzen mehr oder weniger fest zum Thorax, wobei der Chitingürtel jedes Segmentes sich in mehrere starr verbundene Stücke gliedert.

Eine andere Anordnung und Gliederung lassen die folgenden 10 Chitinringe, die das Abdomen umhüllen, erkennen, da sich dieselben selbständiger und freier beweglich als die Thoraxsegmente erhalten. Der Chitinring der Abdominalsegmente, deren vordere und hintere Grenze ich als prä- und postsegmentalen Rand bezeichne, zerfällt am Beginn der Imaginalzeit in je eine Rücken (Tergit)- und Bauchschuppe (Sternit), welche durch dünne Lateralmembranen, Pleuralhäute, in beweglichem Zusammenhange stehen.

Die Chitingürtel der auf einander folgenden Segmente sind durch ringförmige, nischenartig unter die jeweils vorhergehenden Rücken-, bezw. Bauchschuppen vorspringende Intersegmentalmembranen, beweglich verbunden, sodass jedes vorhergehende Segment das nächstfolgende teilweise deckt.

Der eben geschilderte Charakter des abdominalen Hautskelettes ist nun in den verschiedenen Zonen des Hinterleibes ungleich deutlich ausgeprägt. Wie später näher zu beschreiben ist, erleiden besonders die letzten Abdominalsegmente während der Subimaginalzeit mehr oder weniger tiefgehende Modifikationen, bei deren Analyse ich entgegen anderen Autoren die Abdominalsegmente nicht gesondert, sondern als Körpersegmente (IV—XIII) zählen werde, weil ich das morphologisch für richtiger halte. Unter den letzten freien Bauch- und Rückenschuppen verborgen liegt der Kopulationsapparat, dessen Bau ich im folgenden schildern will.

I.

Die männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren.

Bei männlichen Hymenopteren sind nur die Segmente V—XI deutlich in Rücken- und Bauchschuppe gegliedert, da das 4. Segment (Mittelsegment) vollständig mit dem Thorax verschmolzen ist. Vom 12. Segmente erkennen wir äusserlich nur die Bauchschuppe als eine den Geschlechtsapparat ventral deckende Platte, die Rückenschuppe dagegen ist ebenso wie das 13. Segment rudimentär und unter die 11. Rückenschuppe eingezogen.

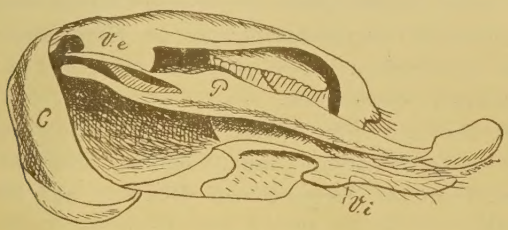

Fig. 1.
Rechte Hälfte des männlichen Geschlechtsapparates von Vespa germanica, von innen gesehen. Vergr. 17 : 1. C. Cardo, P. Penis, Ve. Valva externa, Vi Valva interna.

Die männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren bestehen ausnahmslos aus drei Teilen, die, zu einem cylindrischen Mantel zusammengeschlossen den Ductus ejaculatorius umgeben. An der Basis des ganzen Apparates liegt der Cardo (Fig 1 C), eine meist zylindrische Kapsel, an der ventral und lateral die paarigen Valvae (Fig. 1 V) hängen. Mit dem Cardo membranös verbunden und gegen einander beweglich verleihen sie durch ihre Grösse und Form dem männlichen Begattungsorgane seinen spezifischen, für systematische Zwecke verwertbaren Charakter. Sie können ihrerseits wieder reich gegliedert sein, da sie meist auf einem unpaaren, proximalen Stamme einen stärkeren lateralen, die Valva externa (Fig. 1 Ve) und einen schwächeren medialen Ast, die Valva interna (Fig. 1 Vi) unterscheiden lassen. Mit diesen Haltezangen ist dorsal die Basis des den Ductus ejaculatorius schützenden Penis (Fig. 1 P.) innig

verbunden. Am fertigen Apparate meist ein einheitliches Rohr bildend geht derselbe, wie ich später nachweisen werde, stets aus einer paarigen, zapfenförmigen Anlage hervor und ist bei allen Hymenopteren durch zwei lange orale, in die Leibeshöhle hineinragende, zum Ansatz von Muskeln dienende, Fortsätze ausgezeichnet, deren Beachtung für die morphologische Deutung ausserordentlich wichtig ist.

Die Ausbildung der einzelnen Stücke des Geschlechtsapparates ist grossen, spezifischen Schwankungen unterworfen, durch die der gemeinsame Bauplan in manchen Hymenopteren-Gruppen mehr oder weniger verwischt erscheint. Da ich diese Modifikationen in meinen Untersuchungen über die männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren (32 b) genauer beschrieben habe, kann ich mich hier auf einige Andeutungen beschränken.

Am deutlichsten beobachten wir den oben geschilderten Baustil bei Terebrantiern (Sirex, Cimbex), Formiciden (Camponotus, Formica), Heterogynen (Discolia) und Pompiliden (Pompilus).

Weitgehende Veränderungen erleiden die Teile der Geschlechtsanhänge dagegen bei den Apiden. Wenn ich zunächst von Apis absehe, lassen sich folgende Eigentümlichkeiten feststellen: Vor allen Dingen wird die Valva interna stark reduziert. Während dieselbe bei vielen Apiden zwar sehr klein, aber doch immerhin als frei vorragendes Höckerchen deutlich nachweissbar ist, beobachten wir bei Bombus eine vom ventralen medialen Rande der Valva externa sich erhebende Valva interna nicht mehr, wohl aber liegt an der entsprechenden Stelle eine winzige, stark chitinisierte Schuppe der Valvawand an, die wir als den letzten Rest einer Valva interna deuten müssen.

Der fast völlige Ausfall der Valva interna wird durch die eigenartige Organisation des Penis kompensiert. Derselbe erscheint nicht als geschlossenes Rohr, sondern hat seine ursprünglich paarige Natur bewahrt und besteht aus zwei stark chitinisierten, am Ende mit Widerhacken und ähnlichen Bildungen versehenen Zapfen, die nur basal durch eine

schmale dorsale Brücke verbunden werden und je einen oralen Fortsatz treiben.

Auch der Ductus ejaculatorius ist bei den Bienen ganz eigenartig gebaut. Während derselbe bei allen anderen Hymenopteren als ein in seinem ganzen Verlauf gleich enges Rohr ohne stärkeren Muskelbelag den Penis durchzieht, ist er bei den Apiden in einen analen erweiterten Abschnitt und einen oralen engeren Kanal, in den die paarigen Ausführungsgänge der inneren Geschlechtsorgane einmünden, differenziert. Ausserdem wird er stets von einer Chitinhaut ausgekleidet, die bei Bombus dicht mit langen Haaren besetzt ist und bei Anthidium zwei stärkere ringförmige Zonen unterscheiden lässt.

Die Drohne nahm jahrelang eine Ausnahmestellung unter den Hymenopteren ein, bis es mir durch vergleichende, entwicklungsgeschichtliche Studien gelang, nachzuweisen, dass die paarigen Platten, welche die Mündung des abnorm erweiterten und vertieften Ductus ejaculatorius lateral umgreifen, den Peniszapfen und Valvae der übrigen Hymenopteren homolog sind. Der fremdartige Eindruck des ganzen Apparates wird nur dadurch bedingt, dass sich der Ductus ejaculatorius auf Kosten der äusseren Anhänge mächtig entwickelt.

II.

Die männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren.

Ein ganz anderes Bild entrollt uns das Studium der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren.

Die Chitinhülle des Abdomens, aus zehn deutlich unterscheidbaren Segmentringen zusammengesetzt, ist in der vorderen und hinteren Region des Abdomens nicht gleichförmig entwickelt, da die ersten acht Chitinringe eine andere Gliederung und Chitinisierung erkennen lassen, als die beiden letzten. Während dem ersten Abdominalsegmente ein ventraler Halbring fehlt, ist die Kutikula der folgenden sieben Segmente (V—XI) gleichförmig in je eine

Bauch- und Rückenschuppe differenziert, die schwach chitinisiert und höchstens durch eine präsegmentale und laterale Leiste versteift sind.

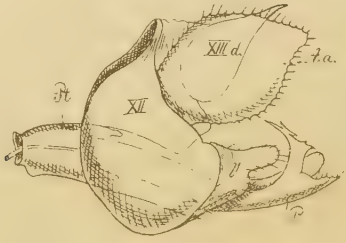

Fig. 2.

Männlicher Geschlechtsapparat von Anabolia laevis in seitlicher Ansicht. Vergr. 40 : 1. A. a. Appendices anales, P. Penis, Pt. Penistasche, V. Valva, XIII d Afterfortsatz.

Wesentlich anders sind die beiden letzten Segmentringe gebaut. Am unverletzten Tiere, grösstenteils unter dem elften verborgen, tritt uns die Wand des zwölften Segmentes (Fig. 2 XII), am macerierten Abdomen in der Regel als ein allseitig stark chitinisierter Ring entgegen, der, durch eine kräftige Präsegmentalleiste gefestigt, jeglicher Gliederung in Rücken- und Bauchschuppe ermangelt. Diese eigenartige Bildung des zwölften Segmentringes entspricht den engen physiologischen Beziehungen zum Genitalapparate, indem seine Innenwand dem gesamten Muskelsystem der Geschlechtsanhänge eine feste Ansatzfläche bieten muss. Auch das Analsegment spielt bei der Begattung eine wichtige Rolle und ist dieser Funktion entsprechend modifiziert. Während dasselbe bei den Hymenopteren, meist vollkommen membranös, samt der rudimentären zwölften Rückenschuppe unter der elften verborgen liegt, überragt es bei den Trichopteren das Hinterleibsende weit. Die ventrale Wand desselben bleibt fast ausnahmslos weichhäutig, die dorsale Hälfte dagegen chitinisiert in der Regel sehr stark und ist über den After als langer Schnabel oder in Form zweier Fortsätze (Fig. 2 XIII d) ausgezogen. Der lateralen Segmentwand sind ausserdem oft mächtig entfaltete Anhänge, Appendices anales, gelenkig eingefügt (Fig. 2 A a).

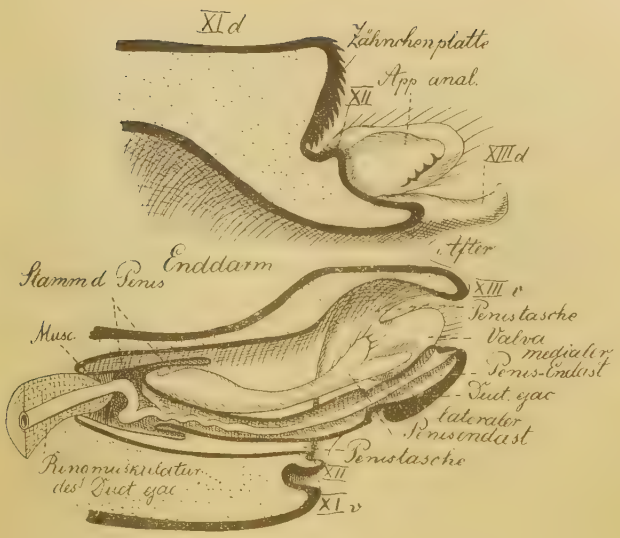

Fig. 3..
Kombinierter Längsschnitt durch das Hinterleibsende eines Limnophiliden, schematisiert.

Auch der Geschlechtsapparat ist ganz anders gebaut wie bei den Hymenopteren. Betrachtet man das Abdomen nicht von der Seite, sondern von hinten, so sieht man ventral unter dem Aftersegmente in eine weite, von dem postsegmentalen Rande des zwölften Segmentringes und der ventralen Afterlippe sich mehr oder weniger tief in das Abdomen einsenkende Tasche hinein, die ich die Penistasche (Fig. 3) nenne. Aus der Tiefe dieser Tasche ragt der Penis (Fig. 3) generell in Form eines langen fingerförmigen Anhanges, Stammstück, hervor, dessen distales Ende in oft stark entwickelte, sekundäre Endäste gespalten sein kann, während dem inneren lateralen Rande der Tasche mehr oder weniger stark entwickelte Klammerapparate, die Valvae, aufsitzen.

Der Bauplan des Kopulationsapparates der Trichopteren ist also höchst einfach. Trotzdem bedarf es oft mühsamer Studien, denselben zu erkennen, da Form und Ausbildung

seiner einzelnen Teile selbst bei nahestehenden Arten grossen spezifischen Variationen unterliegen.

Nach der Gestalt und Chitinisierung ihrer Komponenten kann man die Geschlechtsapparate aller von mir untersuchten Trichopteren ohne Zwang in zwei, der Artenzahl nach sehr ungleich grosse Gruppen ordnen. Die Eine dieser Klassen wird durch die Familie der Limnophiliden repräsentiert, während sich in der Anderen sämtliche übrigen Trichopteren vereinigen lassen, also Phryganidae, Sericostomatidae, Leptoceridae, Hydrospychidae, Rhyacophilidae und Hydroptilidae. Diese beiden Gruppen will ich im folgenden kurz charakterisieren.

Der Geschlechtsapparat der Limnophiliden ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet. Die Penistasche besitzt ausnahmslos die Form eines Trichters (Fig. 4), dessen Wand zwei Zonen verschieden starker Chitinisierung unterscheiden lässt. Während nämlich der erweiterte Randabschnitt (Fig. 4 Pt. 1) dünnwandig und nachgiebig ist, chitinisiert der mehr oder weniger tief in die Leibeshöhle hineinreichende engere orale Teil der Tasche (Fig. 4) sehr stark und bildet einen gegen die schwächere Randzone durch Ringfurchen scharf abgesetzten starrwandigen Cylinder. Da die Penistasche zum grössten Teil stark chitinisiert ist, bleibt das Stammstück des Penis vollkommen membranös, sodass es an macerierten Präparaten infolge seiner schwachen Chitinisierung kaum zu erkennen ist. Dagegen fallen drei lange kräftige Endäste, die dem Stammstücke distal aufsitzen, stets in die Augen. Dieselben sind derart auf der Spitze des Stammstückes angeordnet, dass sich ventral-medial ein kräftiger von Ductus ejaculatorius (Fig. 4 D. ejac.) durchzogener Chitinstab, der mediale Endast erhebt, den dorsallateral jederseits ein lateraler Endast flankiert. In der Ruhelage (Fig. 4 Ib) liegt das Stammstück in der Tiefe der Penistasche zusammengefaltet, sodass die Basis der Endäste in einer, ins Lumen des Penis sackartig eingestülpten Tasche steckt.

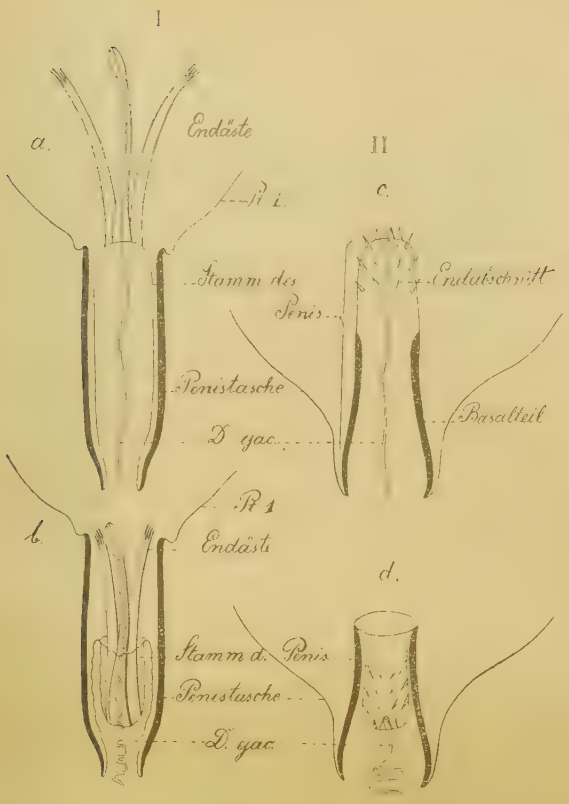

Fig. 4.
Penistasche und Penis der Trichopteren: I Limnophilidae, II übrige Trichopteren; a, c erigiert, b, d zurückgezogen. Schemata.

Die Valvae der Limnophiliden ermangeln fast jeder funktionellen Bedeutung. Sie umsäumen gewissermassen nur als Verzierungen den ganzen lateralen Rand der Penistasche in Form niedriger Erhebungen, die starr mit der Wand des zwölften Segmentes verwachsen sind.

Zu diesen Eigentümlichkeiten der Geschlechtsanhänge selbst gesellen sich Modifikationen der benachbarten Hautskelettelemente, die in meiner Untersuchung über den Geschlechtsapparat der Trichopteren (32 c) beschrieben sind.

Wesentlich anders als bei den Limnophiliden sind die Geschlechtsanhänge der übrigen Trichopteren gestaltet.

Auch hier herrschen in der Chitinisierung die innigsten Beziehungen zwischen Penistasche und Penis, aber in umgekehrter Weise wie bei den Limnophiliden (Fig. 4). Während die Penistasche der Limnophiliden ausnahmslos die Form eines tiefen Trichters mit ungleichmässig chitinisierter Wand hatte, bleibt dieselbe bei den übrigen Trichopteren, in ihrer Gestalt wechselnd, äusserst zart und dünnwandig, sodass sie an marcerierten Präparaten oft schwer wahrgenommen werden kann. Dagegen chitinisiert das Stammstück des Penis zum Teil sehr stark und lässt auf einem starrwandigen Basalteil einen weichhäutigen Endabschnitt erkennen. Letzterer, für gewöhnlich in den Basalteil eingesenkt, wird nur bei der Begattung durch den Druck der Körperflüssigkeit vorgestülpt und durch Muskeln wieder zurückgezogen. Während dem Penis der Limnophiliden stets drei mächtig entfaltete Endäste aufsitzen, können diese bei den anderen Trichopteren vollkommen fehlen, sodass oft nur das Stammstück allein ausgebildet ist. Sind Endäste vorhanden, was vielfach der Fall ist, so treten dieselben, in Form und Zahl sehr variabel, infolge ihrer schwächlichen Entwicklung gegen den stark chitinisierten Stammteil sehr zurück.

Neben dem eigentümlich gestalteten Penis fallen stets die mächtigen Valvae auf. Im Gegensatz zu den Limnophiliden sind sie bei den übrigen Trichopteren, mit Ausnahme der Phryganiden, lang ausgewachsen und sitzen dem seitlichen Taschenrand mit einem schmalen Stiel beweglich an.

Mit der mächtigen Entfaltung der Valvae steht die schwache Entwicklung der Appendices anales in engstem Zusammenhang. Bei den meisten Limnophiliden ausserordentlich kräftig ausgebildet haben sie bei den übrigen Trichopteren jegliche Bedeutung als Klammerorgane verloren und können infolgedessen oft vollständig fehlen (Hydropsychidae, Rhyacophilidae). Eine Ausnahme bilden auch

hierin die Phryganiden, deren Valvae in mancher Hinsicht an den Limnophilidentypus erinnern.

III.

Die Geschlechtsanhänge der Lepidopteren.

Keine andere Insektengruppe zeigt eine so verwirrende Formenmannigfaltigkeit der männlichen Geschlechtsanhänge, wie die Lepidopteren. Nichts destoweniger gelingt es bei sorgfältiger Analyse, einen sämtlichen untersuchten Lepidopteren gemeinsamen Bauplan des abdominalen Hautskelettes und der Geschlechtsanhänge festzustellen, der sich in seinen wesentlichen Zügen vollkommen mit dem eben von mir geschilderten Stile der Trichopteren deckt.

Hier wie dort ist das Abdomen von 10 deutlich unterscheidbaren Chitinringen umgürtet, die dem 4. bis 13. Körpersegment angehören. Die Ausbildung der Segmentringe ist in der vorderen und hinteren Region des Abdomens verschieden, da die Kutikula der ersten Abdominalsegmente eine andere Gliederung und Chitinisierung erfährt, als die der letzten.

Abgesehen davon, dass dem ersten Abdominalsegmente eine Bauchschuppe stets fehlt, ist die Wand der folgenden fünf Segmente (Körpersegmente V—IX) gleichförmig in je eine Bauch-(Sternit) und Rückenschuppe (Tergit) gegliedert, die schwach chitinisiert und höchstens durch eine präsegmentale Leiste versteift sind.

Auch der 10. und 11. Segmentring sind stets deutlich in Bauch- und Rückenschuppe differenziert, aber die Form dieser Skelettelemente ist oft wesentlich modifiziert. Eine genauere Schilderung dieser Differenzierungen habe ich in einer früheren Arbeit (32 d) gegeben, auf die ich hiermit verweise.

Ebenso wie bei den Trichopteren treten auch bei den Lepidopteren das 12. und 13. Segment in engste Beziehungen zu den Geschlechtsanhängen und werden dieser Funktion entsprechend umgebildet. Die Wand des 12. Segmentes

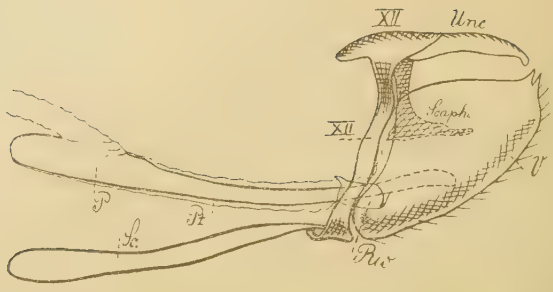

Fig. 5.

Seitliche Ansicht des männlichen Geschlechtsapparates von Apatura Iris. Vergr. 14:1, P. Penis, Pt. Penistasche, Rw. Ringwall, Sc. Saccus, Unc. Uncus, Scaph. Scaphium. V. Valva. XII. Segment.

chitinisiert stets viel stärker als die voranliegenden Skeletteile (Fig. 5 XII), aber ihre Form und Gliederung unterliegt weit grösseren Schwankungen als bei den Trichopteren. Während bei sämtlichen Rhopalocera, vielen Sphinges, Bombyces, Noctuae, Geometrae, Pyralidina, Tineina und allen Mikropteryginen die Kutikula das 12. Segment als ein allseitig geschlossener Ring (Fig. 5 XII), umgürtet, bleibt bei anderen Schmetterlingen die Chitindecke des 12. Segmentes nicht einheitlich, sondern zerfällt in eine dorsale und ventrale Hälfte, die lateral gelenkig mit einander verbunden sein können. Beispiele einer derartigen Differenzierung des 12. Segmentringes finden wir in allen Lepidopteren-Gruppen mit Ausnahme der Rhopalocera.

Die ventral-mediane Partie des 12. Chitinringes trägt einen den Trichopteren stets fehlenden, für den Geschlechtsapparat der Lepidopteren aber äusserst charakteristischen Anhang, den Saccus (Fig. 5 Sc.), eine dem Ansatz von Muskeln dienende Differenzierung der Intersegmentalmembran zwischen dem 11. und 12. Segment, die in feste Verbindung mit dem 12. Segmentringe tritt.

Auch das Aftersegment (XIII) bildet einen integrierenden Bestandteil des Kopulationsapparates der Lepidopteren und ist dementsprechend modifiziert. Dorsal und ventral wird

der After in der Regel von meist hackenförmigen Anhängen überragt, dem dorsalen Uncus und dem ventralen Scaphium (Fig. 5 Unc., Scaph.). Nach dem Vorgang von Peytoureau deutete man diese Stücke bisher als Rücken- und Bauchschuppe des 13. Segmentes. Wie ich durch entwicklungsgeschichtliche Studien nachgewiesen habe, sind Uncus und Scaphium jedoch nur sekundäre Anhänge, die von der dorsalen, resp. ventralen Basis des konischen Afterkegels vorwachsen[1]) (Fig. 6 Unc. Scaph).

Innerhalb des 12. Segmentringes und ventral vom Aftersegmente, innig mit diesen Hautskelettelementen verbunden, liegen die Geschlechtsanhänge. Obwohl die Anordnung ihrer Komponenten genau die gleiche ist wie bei den Trichopteren, bedingt doch die Übereinstimmung im Bauplane keine konforme Ausbildung der einzelnen Teile des Kopulationsapparates der Trichopteren und Lepidopteren; diese ist viel-

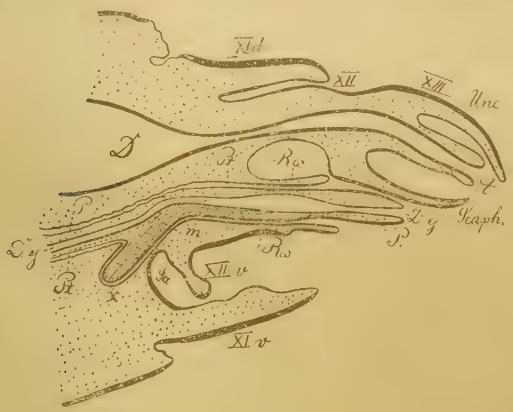

Fig. 6.

Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende eines alten Puppenstadiums von Parapoynx stratiotaria. Vergr. 40:1. A. After, d. Rückenschuppe, E, Enddarm, D.ej., Ductus ejaculatorius, m- Musc. retract Duct. ejac., P. Penis, Pt. Penistasche, Rw. Ringwall, Sa. Saccus, Scaph. Scaphium, Unc. Uncus, v. Bauchschuppe, x. Blindsack. XI—XIII. Segmente.

1) Siehe Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge des Lepidopteren (32d) S. 564.

mehr in beiden Insektengruppen total verschieden und unterliegt auch bei den Lepidopteren grossen spezifischen Schwankungen.

Im Gegensatz zu den Trichopteren sind die Valvae der Lepidopteren (Fig. 5) stets beweglich[1]) mit dem postsegmentalen Rande des 12. Segmentringes verbunden als meistens mächtig entwickelte Anhänge von ausserordentlich wechselnder Skulptur, deren mediale, konkave Fläche in der mannigfachsten Weise mit Zähnen, Borsten und Widerhacken zum Festhalten des Weibchens besetzt ist.

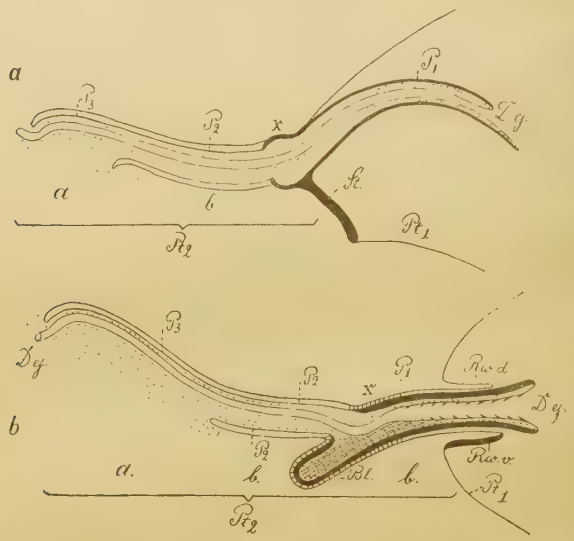

Fig. 7.

Schematischer Längsschnitt durch Penis und Penistasche bei den Lepidopteren a., b. Abschnitte der Penistasche (Pt.), Bl. Blindsack. D.ej. Ductus ejaculatorius. P_1, P_2, P_3, Abschnitte des Penis, Rwd. dorsale, Rwv. ventrale Wand des Ringwalles. St. ventralmediane Stützspange des Penis. x. Verwachsungszone des Penis und der Penistasche (in b. auch schraffiert).

Die Penistasche besitzt generell die Gestalt eines grösstenteils sehr zartwandigen Trichters (Fig. 7 a u. b), an dem wir wie bei manchen Trichopteren (Limnophiliden), 2 Abschnitte unterscheiden können. Die an die mediale

1) Eine Ausnahme bilden manche Butaliden, wie ich in einer demnächst erscheinenden Untersuchung schildern werde.

Basis der Valvae und das Aftersegment sich anschliessende Randzone (Fig. 7a, b, Pt_1.), stellt eine weite, mehr oder weniger tiefgehöhlte Mulde dar, deren zentraler Bezirk sich in Form eines engen Schlauches (Fig. 7, Pt_2.) tief in das Abdomen einsenkt.

Während bei manchen Formen die ventral-mediane Partie der Penistasche zu einer mit dem Penisendstück fest verwachsenen Stützstange (Fig. 7 a St.) chitinisiert, erhebt sich bei den meisten Lepidopteren der Rand des engen Taschengrundes in Gestalt einer ringwallartig den Penis umziehenden Hautduplikatur (Fig. 7b Rw.); durch sekundäre Differenzierung derselben entstehen ganz verschiedenartige Gebilde, die sich mit Leichtigkeit auf die Grundform des kegelförmigen Ringwalles zurückführen lassen und lediglich dazu dienen, eine sichere Führung des Penis bei der Begattung zu ermöglichen (Zander 32 d).

In dem engen, schlauchförmigen Abschnitte der Penistasche, mehr oder weniger vollständig in demselben geborgen, steckt der Penis.

Derselbe besitzt generell die Form eines langen Chitinschlauches, dem die Penistasche ziemlich eng anliegt. Schon bei oberflächlicher Betrachtung können wir nach der Stärke der Chitinablagerung 2 Abschnitte an demselben unterscheiden, nämlich einen membranösen oralen Teil (Fig. 7 P_2. P_3) und ein stark chitinisiertes Endstück (Fig. 7 P_1). Untersucht man das Organ auf Quer- und Längsschnitten, so erkennt man, dass der orale Teil des Begattungsgliedes nicht in seiner ganzen Ausdehnung die Gestalt eines Schlauches besitzt, sondern in seiner vordersten Hälfte eine ventral offene Rinne (Fig. 8, Fig. 7 P_2) bildet. Wie ich in einer früheren Untersuchung (32 d) nachgewiesen habe, und nach erneueten Studien bestätigen kann, stellt das rinnenförmige, oralste Stück des Penis

Fig. 8.
Querschnitt durch die rinnenförmige Basis des Penis bei einer Puppe von Parapoynx stratiotaria. Vergr. 200 : 1. D. ej. Ductus ejaculatorius, P. Penis, Pt. Penistasche.

nichts anderes dar, als die Basis desselben, die durch einseitiges Auswachsen der lateralbasalen Wand des primitiven Peniszapfens die Form einer langgestreckten Rinne erhält. Natürlich besitzt auch die Penistasche (Fig. 8 Pt) in dieser Region des Begattungsgliedes einen rinnenförmigen Querschnitt, da sie sich dem Penis eng anschmiegt.

Die Länge des stark chitinisierten Endstückes und des membranösen oralen Teiles ist bei den einzelnen Spezies sehr verschieden. In der Regel gehört zu einem langen Basalteil ein kurzes Endstück und umgekehrt. Während z. B. bei Gastropacha quercifolia das Endstück 0,3 cm lang ist, zieht sich der membranöse Abschnitt fast 1 cm weit in's Abdomen hinein. Bei Pieris brassicae dagegen schliesst sich an ein 0,4 cm langes Endstück ein nur 0,1 cm messender membranöser Teil an. Auffallender jedoch als die wechselnde Länge beider Abschnitte ist die Form des Endstückes, die selbst bei nahestehenden Arten grossen, spezifischen Schwankungen unterliegt, deren genauere Beschreibung ich in den Tabellen zu meiner Nr. 32 d zitierten Untersuchung gegeben habe.

Fast immer ist die ventrale Basis des Endstückes sekundär ausgebuchtet in Gestalt eines starrwandigen, längeren oder kürzeren Blindsackes (Fig. 7 b Bl.) der den Retractor des vorstülpbaren Ductus ejaculatorius birgt.

Wenn wir, unbeirrt durch die wunderbare Formenmannigfaltigkeit seiner Komponenten unser Augenmerk auf den allgemeinen Bauplan des männlichen Geschlechtsapparates der Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren richten, so unterliegt es keinem Zweifel, dass wir in den 3 genannten Insektengruppen funktionell gleichwertige Teile des Kopulationsorganes finden, die, soweit die geradezu verwirrende Nomenklatur und Formbeschreibung anderer Autoren eine Vergleichung zulässt, auch bei den übrigen Hexapoden den Kopulationsapparat zu bilden scheinen. In einer mehr oder weniger tiefen Tasche ruht ein der Übertragung des Spermas dienender Penis, der lateral von kräftigen Zangen, den Valvae, zum Festhalten des Weibchens

flankiert wird. Achten wir dagegen weniger auf die Funktion als vielmehr auf die morphologische Bedeutung der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates, so erscheint es zweifelhaft, ob man die analog funktionierenden Abschnitte in den verschiedenen Insektengruppen homologisieren darf. Schon die topographischen Beziehungen des Penis zu den Valvae sind durchaus andere bei den Hymenopteren und den Trichopteren. Bei ersteren liegen beide Stücke in engster Verbindung mit einander vollständig geborgen in einer vom postsegmentalen Rande der 12. Bauchschuppe sich einsenkenden weiten Grube. Die Valvae der Trichopteren und Lepidopteren dagegen sitzen am lateralen Rande der trichterförmigen Tasche, weit entfernt von der Basis des Penis, der am Boden der Tasche angeheftet ist. Es erhebt sich nun die wichtige Frage, ob die im entwickelten Zustande so grundverschieden erscheinenden Geschlechtsapparate der Hymenopteren einerseits, der Trichopteren und Lepidopteren andererseits einen gemeinsamen Plan des morphologischen Aufbaues erkennen lassen oder nicht. Ich habe der Lösung dieses Problemes die Arbeit mehrerer Jahre gewidmet und durch eingehende Spezialuntersuchungen die morphogenetische Übereinstimmung der männlichen Geschlechtsanhänge bei allen von mir studierten Insektengruppen nachweisen können.

B.

Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge.

Geleitet von der Überzeugung, dass der einheitliche Stilplan der Geschlechtsapparate am klarsten während der frühesten Phasen der Genese erkannt werden müsste, richtete ich meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die erste Anlage und Differenzierung der Geschlechtsanhänge. Dass ich mich in meiner Erwartung nicht getäuscht hatte, wird die folgende Schilderung meiner Befunde lehren.

5. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germanica.

An nahezu erwachsenen Larven beobachtete ich wenige Tage vor dem Einspinnen an der Ventralseite des zwölften Segmentes die erste Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge (Fig. 9a XII), indem nahe dem postsegmentalen Rande dieses Segmentes eine mediane, kreisförmige Partie der Epidermis sich in Gestalt einer unter der Körperoberfläche allseitig ausgeweiteten Tasche eingesenkt hat, die ich die Genitaltasche (Fig. 9b G.) nenne. Von der oralen Wand derselben ist ein Paar hohler Zapfen, Primitivzapfen (Fig. 9a Pz.) vorgewachsen, deren Spitzen schräg ventral und anal gerichtet sind. An dieser Genitalanlage treten bald neue Veränderungen auf. Die kreisförmige Öffnung der Genitaltasche wird weiter und nimmt die Gestalt eines langgestreckten Ovales an (Fig. 9b G). Gleichzeitig wird das distale Ende jedes Primitivzapfens durch einen vertikalen Einschnitt gespalten, sodass wir jetzt je einen basalen Stamm und zwei distale Äste unterscheiden können. Wie die weitere Entwicklung lehrt, geht aus dem lateralen Ast die Valva externa (Fig. 9b Ve), aus dem medialen die Valva interna (Fig. 9b Vi.) hervor.

Während die makroskopische Betrachtung der nächsten Stadien, abgesehen vom Grössenwachstum, keine Umbildungen der Genitalzapfen erkennen lässt, lehren Schnittserien und Konstruktionsmodelle, dass der ungeteilte Stamm jedes Primitivzapfens an seiner mediodorsalen Wand je einen, zunächst plumpen und platten Auswuchs treibt, die primitive Anlage des Penisrohres. Die Entwicklungsgeschichte liefert also das interessante Resultat, dass der am fertigen Apparate einheitlich erscheinende Penis aus getrennten symmetrischen Anlagen hervorgeht, die jedoch nicht als selbständige Bildungen, sondern als sekundäre Äste der Primitivzapfen auftreten.

Mit dem Beginn des Nymphenstadiums erleiden die Genitalanhänge wichtige Veränderungen. Die beiden Peniszapfen verwachsen zu einem einheitlichen, breiten und abge-

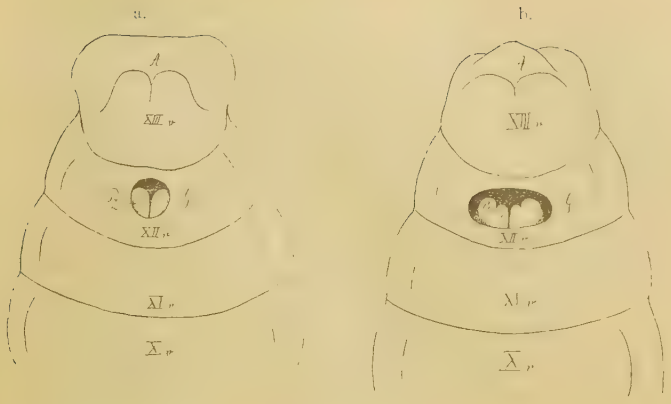

Fig. 9.
Die jüngsten Entwicklungsstadien des männlichen Geschlechtsapparates von Vespa germanica. a. Anlage der Primitivzapfen. b. Spaltung der Primitivzapfen in Valva externa und interna. A. After, G. Genitaltasche, Pz. Primitivzapfen, Ve. Valva externa, Vi. Valva interna, v. Bauchschuppen, X—XIII. Segmente.

rundeten Hohlgebilde, das dem distalen Ende des fertigen Penis entspricht und die ursprünglich paarige Natur noch durch eine flache, ventrale und dorsale Medianfurche zum Ausdrucke bringt. An der ventralen und lateralen Basis der Zapfen wuchert die Epidermis sehr stark und bildet einen einheitlichen, allmählich breiter werdenden verdickten Halbringwulst, dem die Geschlechtsanhänge aufsitzen, die erste Anlage des Cardo.

Da in diesem Stadium sämtliche Teile des fertigen Apparates angelegt sind, und die weitere Entwicklung nur ihr Wachstum und die feinere Modellierung fördert, bin ich schon jetzt zu der Behauptung berechtigt, dass die männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germanica lediglich durch sekundäre Differenzierung eines einzigen Anhangpaares entstehen, das von der oralen Wand einer dem postsegmentalen Rande der zwölften Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche vorwächst.

Vergleichen wir mit diesen Befunden die frühesten Entwicklungsstadien des Geschlechtsapparates der Trichopteren

und Lepidopteren so ergibt sich das überraschende Resultat, dass die im ausgebildeten Zustande so differenten Anhänge morphogenetisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken. Zu dem Zweck will ich die jüngsten Entwicklungsstadien des Kopulationsapparates von Limnophilus bipunctatus und Parapoynx stratiotaria kurz schildern.

2. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Limnophilus bipunctatus.

Erst gegen Ende der Larvenperiode erfolgt die Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge. Dieselbe ist winzig klein und entzieht sich der makroskopischen Betrachtung vollständig. Auf Längsschnitten und an Konstruktionsmodellen erkennt man dagegen folgendes. Nahe dem ventralen Afterrande (der After reicht ventral bis an den präsegmentalen Rand des dreizehnten Segmentes) hat sich ein kleiner ovaler Bezirk der postsegmentalen Wand des zwölften Segmentes oralwärts eingesenkt (Fig. 10 XII) und unter der Körperoberfläche in Gestalt einer flaschenförmigen Genitaltasche ausgeweitet. Die ventrale Wand der Genitaltasche liegt der Epidermis dicht an. Am Grunde dieser Einsenkung wuchert ein Paar kleiner hohler Primitivzäpfchen, deren Lumen genau wie bei den Hymenopteren zum Teil ausgefüllt wird durch zwei dickwandige Blasen, die Anlagen der Anhangsdrüsen und Vasa deferentia.

Fig. 10.
Längsschnitt durch das Hinterleibsende einer erwachsenen Larve von Limnophilus bipunctatus mit der Anlage der Geschlechtsanhänge (bei XII). Vergr. 18 : 1.

Die ersten Entwicklungsvorgänge spielen sich also bei Limnophilus genau so ab, wie bei Vespa germanica. Gemeinsam ist den Trichopteren und Hymenopteren aber

nicht blos die erste Anlage der Geschlechtsanhänge, sondern auch die weitere Differenzierung der Primitivzapfen. Nicht lange nämlich verharren bei Limnophilus bipunctatus die Zapfen auf der soeben geschilderten primitiven Bildungsstufe, sondern es macht sich sehr bald in der gleichen Weise wie bei Vespa germanica an der mediodorsalen Wand jedes Zapfens ein vertikaler Einschnitt bemerkbar (Fig. 11),

Fig. 11.
Transversalschnitt durch die Genitalanlage von Limnophilus bipunctatus.
Vergr. 100 : 1.

durch den die Primitivzapfen in je einen medialen und lateralen Ast gegliedert werden. Wie die weitere Entwicklung lehrt, geht aus den medialen Stücken auch bei Limnophilus durch Verschmelzung der Penis hervor, während die lateralen zu den Valvae auswachsen.

Hiermit sind aber die Homologien in der Entwicklung der Geschlechtsanhänge der Trichopteren und Hymenopteren erschöpft, denn das weitere Schicksal der Genitaltasche und der Primitivzapfen ist in beiden Insektengruppen durchaus verschieden. Während bei den Hymenopteren Penis und Valvae am Grunde der sich mehr und mehr vertiefenden Genitaltasche in engster Verbindung mit einander bleiben, machen sich an der Genitalanlage von Limnophilus sehr bald merkwürdige Reduktionen und Verschiebungen bemerkbar, durch welche die anfängliche Harmonie zwischen Trichopteren und Hymenopteren allmählich verwischt wird.

Ohne auf diese Vorgänge näher einzugehen, will ich schliesslich die Entwicklung des Geschlechtsapparates von Parapoynx stratiotaria schildern, die gleichfalls unzweideutig die morphogenetische Übereinstimmung der männlichen Ge-

schlechtsanhänge bei den drei in Frage kommenden Insektengruppen erkennen lässt.

3. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Parapoynx stratiotaria.

Genau wie bei den bisher beschriebenen Hymenopteren und Trichopteren werden auch bei Parapoynx die männlichen Genitalanhänge erst gegen Ende der Larvenperiode am Grunde einer ektodermalen Einsenkung der 12. Bauchschuppe, der Genitaltasche, angelegt. Aber während diese Anlage bei Hymenopteren infolge der weiten Taschenöffnung schon dem freien Auge erkennbar ist, sieht man bei Lepidopteren so wenig, wie bei Trichopteren äusserlich etwas von der Genitalanlage, da dieselbe winzig klein und

Fig. 12.
Medianer Längsschnitt durch die primitive Genitalanlage von Parapoynx stratiotaria. Vergr. 40 : 1. Gt. Genitaltasche, H. Hals der Tasche, Pz. Primitivzapfen, XI—XIII. Segmente.

die Taschenöffnung ausserordentlich eng ist. An dünnen, gut geführten Längsschnitten durch das Hinterleibsende erkennt man jedoch, dass hart am postsegmentalen Rande der 12. Bauchschuppe (Fig. 12 XII.) sich genau in der Medianlinie ein kleiner querovaler Bezirk der Epidermis in Form eines engen Schlauches unter die Haut eingesenkt hat (Fig. 12 H.), dessen Blindende blasenartig erweitert ist. Die Genitaltasche (Fig. 12 Gt.) besitzt also die Form einer bauchigen Flasche, an der wir einen langen und engen Hals und einen blasig aufgetriebenen Grund unterscheiden können. Ersterer schrumpft während der weiteren Entwicklung mehr und mehr zusammen, sodass die Endblase hart an das Körperepithel rückt (Fig. 13 H.).

Am Boden der Genitaltasche wuchert ein Paar kleiner Primitivzapfen, den Grund derselben nahezu ausfüllend

(Fig. 12 Pz.). Der oral-medialen Basis der Zapfen liegt jederseits, wie bei den Trichopteren und Hymenopteren die kolbenförmige Anlage der Anhangsdrüsen an. Schon frühzeitig erleiden die Primitivzapfen wichtige Veränderungen. Während

Fig. 13.
Längsschnitt durch eine ältere Genitalanlage von Parapoynx stratiotaria. Vergr. 70 : 1. Gt. Genitaltasche, H. Hals der Tasche, P. Penis, XI—XIII Segmente.

durch das Grössenwachstum derselben der Taschengrund ausgeweitet wird, tritt an der medialen Wand der Primitivzapfen ein dorsoventral gerichteter Einschnitt auf, der die ursprünglich einfachen Wülste in je ein anal-laterales, die Anlage der Valvae, und in je ein medial-orales Stück, die Penisanlage, teilt.

Abgesehen von formalen Unterschieden, die besonders die Gestalt der Genitaltasche betreffen, erfolgt also die Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge bei Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren in völlig übereinstimmender Weise. Die Entwicklung eines einzigen Primitivzapfenpaares am Grunde einer dem postsegmentalen Rande der 12. Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche, die Spaltung dieser Zapfen in je ein laterales und mediales Stück und die Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Höckern sind die wesentlichen Merkmale dieses morphogenetischen Prozesses.

Die nun aufzuwerfende Frage, ob wir dieses Ergebnis meiner morphogenetischen Studien ohne weiteres auf die Kopulationsapparate der übrigen Hexapoden über-

tragen dürfen, lässt sich auf Grund der sehr spärlichen und fragmentarischen Literatur-Angaben über die Genese der männlichen Geschlechtsanhänge der Insekten nicht sicher beantworten.

Nach Devitz (7a) zeigen sich bei männlichen Larven von Locusta viridissima 2 Wärzchen auf der Bauchseite des vorletzten Segmentes. Während die Bauchschuppe zu einer grossen Klappe auswächst, rücken die Wärzchen an den hinteren Rand derselben.

Ein ähnliches Verhalten beobachtete Heymons (11a) bei männlichen Nepa-Larven. Auch dort bilden sich im 12. Segmente die Gonapophysen als eine Anzahl buckelförmiger, nur wenig von einander abgesetzter Vorwölbungen, unter denen besonders die beiden lateralen hinteren durch ihre stärkere Chitinisierung auffallen. Leider ist die Zahl der Gonapophysen nicht angegeben. Ich schliesse aber aus der voraufgehenden Bemerkung, die männlichen Geschlechtsanhänge entständen im Wesentlichen aus den gleichen Hypodermiswucherungen wie beim Weibchen, dass Heymons ein älteres Stadium beschreibt, bei dem die Differenzierung des ursprünglichen, einfachen Zapfenpaares in zwei bereits vollzogen war.

Auch bei Odonaten (Gomphus) entstehen, wie Heymons (11b) kurz angibt, am 9. Hinterleibssegmente Hypodermisverdickungen, aus denen bei der Imago die zu den Seiten der männlichen Geschlechtsöffnung befindlichen Erhebungen und Fortsätze hervorgehen. Nach der zugehörigen Figur zu urteilen, werden auch bei Gomphus 2 Zapfen angelegt. In der Genitalhöhle von Calliphora erythrocephala, deren Geschlechtsapparat Brüel (3) eingehend studierte, wuchert zunächst ein Zapfenpaar, später sind jedoch 2 Paare vorhanden. Während der Verfasser nicht entscheiden konnte, in welcher Beziehung das zweite Paar zum ersten steht, betont er die ursprünglich paarige Anlage des Begattungsgliedes.

Auch bei Pediculinen und Blatta orientalis beobachtete Nusbaum (21b) die Entstehung des Penis aus paarigen Anlagen

Obgleich diese Angaben ausserordentlich unbestimmt und nicht immer eindeutig sind, so machen sie es doch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass auch bei den nicht von mir untersuchten Insektengruppen die männlichen Geschlechtsanhänge durch sekundäre Differenzierung eines einzigen Primitivzapfenpaares entstehen, das in einer der 12. Bauchschuppe angehörigen Genitaltasche angelegt wird.

C.

Die Extremitätennatur der Gonapophysen.

Die Frage, ob die Geschlechtsanhänge eine Bildung besonderer Art oder anderen Anhängen der Ventralseite homolog sind, wird schon lange diskutiert. An Interesse gewann dieselbe noch, als um die Mitte des vorigen Jahrhunderts mit dem Aufblühen der embryologischen Forschung Tatsachen bekannt wurden, die zu der Vermutung zu berechtigen schienen, dass die Gonapophysen den Thorakalbeinen homolog seien.

Nachdem Rathke (26) im Jahre 1844 an Embryonen der Maulwurfsgrille Abdominalanhänge beobachtet hatte, wandte sich die Aufmerksamkeit der Forscher eifrigst diesen interessanten Gebilden zu und es gelang, auch bei Vertretern anderer Insektengruppen ähnliche Embryonalbildungen nachzuweisen. Besonders Graber (8) hat in seinen Untersuchungen zahlreiche Beobachtungen über derartige Anhänge mitgeteilt. Trotzdem sind wir auch heute noch über die Bedeutung dieser Gebilde völlig im Unklaren. Nur das steht fest, dass die Abdominalanhänge rasch vergängliche, nur während der Embryonalzeit bestehende Bildungen sind.

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens dieser Gebilde fällt oft, doch nicht immer mit dem Erscheinen der thorakalen Anhänge zusammen. So treten nach Carrière-Bürger (5) bei Chalicodoma muraria die Abdominalanhänge an den ersten Segmenten erst dann auf, wenn die Brustbeine die Höhe ihrer Entwicklung bereits erreicht haben.

Zahl und Verbreitung der Anhänge wechselt mannigfach. In den meisten Fällen sind sie nur am ersten Abdominalsegmente vorhanden (Gryllotalpa, Hydrophilus). Bei Mantis und Oecanthus sind Anhänge an den beiden ersten Segmenten, bei manchen Spinnen nach Graber (8) auch an den 3 ersten Segmenten beobachtet worden. Bei Chalicodoma können nach Carrière-Bürger (5) an den ersten 4 Abdominalsegmenten Anhänge auftreten, doch nicht konstant und bei allen Embryonen; oft sind überhaupt keine Anhänge vorhanden, bisweilen 2 und in einzelnen Fällen 4. Sämtliche Abdominalsegmente tragen nur selten ventrale Anhänge, z. B. Melolontha nach Graber (8), Blatta germanica nach Cholodkovsky (9), Apis mellifica nach Bütschli (2). Bei manchen Insektenembryonen wurden überhaupt keine Anhänge am Abdomen beobachtet. Graber (8) vermisste sie bei Lina tremulae und Heymons (11a) bei Nepa cinerea und Naucoris cimicoides.

Die Form dieser Organe ist sehr variabel. Nur die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes erlangen eine grössere Ausdehnung. Bei Melolontha bilden sie nach Graber (8) hohle, mit Blut gefüllte, gestielte Säckchen. Bei Gryllotalpa besitzen sie nach Rathke (26) Pilzhutform, bei Meloe proscarabaeus nach Nusbaum (21a) Becherform. Bei Blatta germanica treten nach Cholodkovsky (6) solide, gestielte Köllbchen auf. An den übrigen Abdominalsegmenten geht die Anlage der problematischen Organe, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, niemals über geringfügige Epidermisverdickungen hinaus, die nicht einmal den Namen »Anhänge«, geschweige Extremitäten verdienen. In den meisten Fällen ist vom 3. Abdominalsegmente an überhaupt keine Spur derselben nachweisbar. Ja oft sind die fraglichen Gebilde nicht über die Körperoberfläche erhoben, sondern unter dieselbe eingesenkt; bei Cicada septemdecim und einer Nepa-Art finden sich nach Wheeler (31) unter die Epidermis eingestülpte solide, bei Tenebrio nach Carrière (4) hohle Körperchen. Nur in den allerseltensten Fällen erinnert die Form der An-

hänge des ersten Abdominalsegmentes infolge einer schwachen Gliederung einigermassen an eine Extremitätenanlage, wie Graber (8) für Mantis religiosa angiebt.

Die Stellung der Abdominalanhänge an den einzelnen Bauchschuppen scheint keinem bestimmten Gesetze zu folgen. Nur in seltenen Fällen stimmt ihre Insertionslinie mit derjenigen der Thorakalbeine überein. Schon Graber (8) hat darauf hingewiesen, dass die Extremitätenanlagen bei verschiedenen Insekten nicht immer an homologen Stellen der Segmente entstehen. So nehmen dieselben bei Hydrophilus-Embryonen ihren Ursprung vom Hinterrande, bei Gastropacha quercifolia von der Mitte, bei Stenobothrus vom Seitenrande der Segmente. Graber spricht infolgedessen von end-, mittel- und seitenständigen Anlagen und es erscheint ihm zweifelhaft, ob diese verschieden gestellten Anhänge einander homolog seien, da nicht beobachtet sei, dass z. B. endständige Anhänge in mittel- oder seitenständige übergehen können. E. Haase (10) hat darauf aufmerksam gemacht, dass man nach den Erfahrungen an Thysanuren auch bei Insektenembryonen unterscheiden müsse, ob die Abdominalanhänge mit den Thorakalbeinen ortho, ekto- oder entostich sind, je nachdem sie mit denselben in gleicher Linie oder lateral, wie die Styli, resp. medial (Gonapophysen) von denselben stehen.

Die Struktur der Abdominalanhänge ist, soweit darüber Angaben existieren, durchaus verschieden von derjenigen der Brustbeine, da erstere stets aus sehr langgestreckten Zellen gebildet werden, was bei letzteren nicht der Fall ist. Auch strahlen, wie Graber (8) beobachtete, weder Nerven noch Tracheen oder Muskeln in die embryonalen Abdominalanhänge hinein.

Dass wir über die Funktion dieser Anhänge noch im Unklaren sind, lehren die mannigfachen, widersprechenden Deutungsversuche zur Genüge. Rathke (26) und Graber (8) hielten sie für embryonale Atmungsorgane. Nussbaum (21a) beobachtete bei Meloe proscarabaeus ein

gallertartiges Sekret der fraglichen Organe. Wheeler (31) sah von den Ektodermverdickungen des ersten Abdominalsegmentes bei Cicada ein glasartiges, vakuolenreiches, bei Nepa büschelförmiges Sekret in die Amnionflüssigkeit hineinragen. Er schliesst daraus auf die Drüsennatur dieser Gebilde, zumal die unter die Körperoberfläche eingesenkten Körperchen aus sehr langgestreckten Zellen bestehen. Auch Carrière (4) neigt dieser Anschauung zu. Cholodkovsky (6) endlich glaubt in den gestielten Anhängen des ersten Abdominalsegmentes bei Blatta-Embryonen Sinnesorgane erkennen zu müssen.

Nur die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes scheinen für den Embryo während einer gewissen Lebensperiode von Bedeutung zu sein, da sie bisweilen zu grossen, verschieden gestalteten Gebilden auswachsen, wie bei Melolontha, Gryllotalpa, Meloe. Die Anhänge der übrigen Segmente, falls sie überhaupt angelegt werden, verschwinden frühzeitig, oder werden, wie dies Graber und Haase wahrscheinlich gemacht haben, zum Ausbau der Seitenteile der zugehörigen Bauchschuppen verwendet. Gegen das Ende der Embryonalzeit verkümmern auch die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes, sodass nach dem Ausschlüpfen der Larve keine Spur derselben mehr nachweisbar ist.

Man hätte die vergänglichen Embryonalgebilde kaum beachtet, wenn nicht Ganin (9) den Gedanken ausgesprochen hätte, dass die Geschlechtsanhänge den übrigen Ventralanhängen der Insekten zweifellos homolog seien. Durch seine Vermutung gewannen die Abdominalanhänge insofern grosse theoretische Bedeutung, als sie die Überreste einer einstmals geschlossenen Reihe von ventralen Auswüchsen aller Körpersegmente zu bilden schienen. Seitdem ist dieser Gedanke nicht aus der Diskussion verschwunden.

Bütschli (2) behauptete, dass sich bei der Biene an sämtlichen Abdominalsegmenten Anlagen von Segmentanhängen bilden, die am 12. und 13. Segmente besonders stark entwickelt sind. Obwohl an den Hinterleibssegmenten die An-

hange völlig rückgebildet werden, zweifelt Butschli nicht, dass die Anhänge des 12. und 13. Segmentes in genetischer Beziehung zur Geschlechtsbewaffnung stehen. Aus den Abbildungen freilich ist Bütschli's Ansicht nicht recht abzuleiten und die damalige Methode der Untersuchung ganzer Eier ohne Hilfe der Querschnitte lässt diese Angabe recht zweifelhaft erscheinen, zumal dieselbe von Grassi nicht bestätigt wurde. Grassi (Zool. Jahrb. 1885) sagt nämlich: »Das Abdomen besitzt mit Ausnahme der beiden letzten Segmente, die zuweilen vorübergehend Ausstülpungen zeigen, beim Embryo nie Gliedmassen«.

Ouljanin (22) sieht den ganzen Stachelapparat als aus 2 Beinpaaren hervorgegangen an und zwar sollen die Stechborsten dem einen Paare und je eine Hälfte der Stachelrinne mit der zugehörigen Stachelscheide dem anderen Paare entsprechen.

Die geraden Teile des Stachelapparates sind nach Kraepelin (18) den Antennen, Flügeln und Beinen völlig homolog: Die Stechborsten entsprechen in derselben Weise je einem Beine, wie die Hälfte der Stachelrinne verbunden mit der an der gleichen Körperhälfte hangenden Stachelscheide.

Eine solche Anschauung hatte nur solange eine gewisse Berechtigung, als man glaubte, dass die Stachelscheiden sich von der Stachelrinne abspalteten. Sie musste aber sofort zweifelhaft werden, sobald nachgewiesen war, dass Rinne und Scheiden von vornherein getrennt entstehen.

Schon Dewitz (7) lässt es unentschieden, ob die zwei Paare von Geschlechtsanhängen des 12. Körpersegmentes bei Apis, Vespa, Cryptus und Locusta als zwei Beinpaare oder nur als ein gespaltenes Paar zu betrachten seien.

Korschelt und Heider (17) halten die Frage nach der Extremitätennatur der Gonapophysen noch für eine offene, weil bisher nicht nachgewiesen sei, dass sich dieselben aus den beim Embryo vorhandenen Extremitätenanlagen entwickeln.

Die ausserordentlich frühzeitige, schon während der Embryonalzeit erfolgende Anlage der Gonapophysen bei Locustiden, bevor noch die embryonalen Abdominalanhänge ganz zurückgebildet sind, können allerdings nach Wheeler einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden Bildung vortäuschen (vergl. Heymons, zool. Centralbl. VI, S. 553, 1899.)

In neuester Zeit hat Heymons (11 a) diese Frage eingehender behandelt und folgende Tatsachen gegen die Deutung der Gonapophysen als Extremitäten angeführt:

1. Bei Gryllus-Embryonen sind wirkliche abdominale Extremitaten anlagen vorhanden; dieselben gehen aber sehr frühzeitig zugrunde und sind schon in der späteren Embryonalzeit nicht mehr nachweisbar. Die Geschlechtsanhänge treten aber erst in späteren Stadien des Larvenlebens auf und sind unzweifelhaft als sekundare Hypodermiswucherungen oder Hautausstülpungen zu betrachten.

2. Bei Decticuslarven werden am neunten Abdominalsegmente die embryonalen Extremitätenanlagen als Styli erhalten. Später erscheinen am 9. Segmente auch die Gonapophysen und zwar zunächt in Form verdickter Scheiben, welche medial von dem Styli liegen. Dann werden die Styli beträchtlich kleiner und es macht den Eindruck, als ob sie durch eine Hypodermiswucherung emporgehoben würden, sodass offenbar nur die Spitze der lateralen Gonapophyse bei Decticus aus den Styli entsteht.

Ganz Ähnliches beobachtete Peytoureau (24) an Periplaneta, wenn er schreibt; Le neuvième (sternite) présente également, au centre de son bord postérieur, deux bourgeons symmétriques . . . ., immédiatement endehors de ceuxci, de chaque côté, un bourgeon . . . . ., le plus haut.« Dieser Stylus geht nach Peytoureau später verloren, kann also wenig oder gar nicht an der Bildung der lateralen Gonapophysen beteiligt sein.

3. Bei Nepa und Naucoris werden die Geschlechtsanhänge als einfache Hypodermiswucherungen angelegt, die schon aus dem Grunde unmöglich auf abdominale Extremitäten zurückgeführt werden können, weil in keiner Epoche

des embryonalen und larvalen Lebens an den betreffenden Segmenten Extremitätenanlagen nachweisbar sind.

4. Auch die Existenz eines doppelten Anhangspaares am 9. Abdominalsegmente spricht gegen die Gliedmassennatur der Gonapophysen.

In seiner Untersuchung über die Entwicklung von Lepisma saccharina wendet sich Heymons (11 c) noch entschiedener gegen die Homologisierung der Geschlechtsanhänge mit Extremitäten: »Weder beim Männchen noch beim Weibchen von Lepisma besteht eine Beziehung zwischen den Gonapophysen und Abdominalextremitäten, da die Geschlechtsanhänge nicht an den Stellen entstehen, an denen die Extremitätenhöcker vorhanden waren. Sie treten nicht in den lateralen Teilen, sondern unmittelbar neben der Medianlinie der Bauchschuppen auf«. Die Bildungsweise, sowie die spätere Lage der Geschlechtsanhänge dürften klar erkennen lassen, das eine Homologie zwischen Gonapophysen und Extremitäten bei Lepisma ebensowenig wie bei den höheren Insekten vorhanden ist.

Als eines der wichtigsten Kriterien für die Extremitätennatur der Geschlechtsanhänge wird von Verhoeff (28) die häufig zu beobachtende Gliederung derselben ins Feld geführt, wenn er gegen Heymons behauptet: »Da alle bekannten myriopodenartigen Formen gegliederte Laufbeine haben, so ist für die Beurteilung der Gliedmassennatur der Tracheatengonapophysen die Gliederung derselben nicht nur nicht von untergeordneter Bedeutung (wie Heymons meint) sondern von allerhöchster Bedeutung, ganz abgesehen davon, dass schon das Wort Gliedmasse hier das Richtige anzeigt. Dass Gebilde, die in gar keiner Verwandschaft mit den hier behandelten Organen stehen, wie die Schwanzfäden, gegliedert sein können, tut ja nichts zur Sache!«

Ich glaube, Verhoeff befindet sich in einem schweren Irrtum, wenn er der Gliederung der Gonapophysen eine höhere morphologische Bedeutung zuspricht. Meiner Ansicht nach ist eine derartige Differenzierung eines Hautanhanges nur physiologisch bedingt.

Meine eigene Stellung zur Frage nach der Extremitätennatur der Gonapophysen habe ich schon im Jahre 1899 unzweideutig präzisiert. Durch die eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche ich seitdem ausgeführt habe, bin ich in der Auffassung, dass die Geschlechtshänge mit den Thorakalbeinen in keiner Weise verglichen werden dürfen, noch mehr bestärkt worden. Nur diejenigen Anhänge können als den Thorakalbeinen homolog angesehen werden, die orthostich mit den wahren Extremitäten entstehen. Die Gonapophysen dagegen stehen viel zu sehr entostich, um den Extremitäten gleichwertig zu sein.

Als weiteres wichtiges Argument gegen die Gliedmassennatur der Gonapophysen macht sich der Zeitpunkt ihres ersten Auftretens geltend. Die erste Anlage der embryonalen Abdominalanhänge und der Gonapophysen gehört zwei verschiedenen Entwicklungsepochen an. Erstere sind rein embryonaler Natur und nur während des Eilebens nachweisbar; letztere werden erst im Larvenstadium angelegt. So lange nicht nachgewiesen werden kann, dass die eine Bildung in die andere übergeht, müssen wir jeden Versuch einer Identifizierung der Gonapophysen mit den embryonalen Abdominalanhängen resp. den Extremitäten zurückweisen. Das vollständige Verschwinden der Abdominalanhänge oder ihre anderweitige Verwendung gegen Ende der Embryonalzeit machen es vor der Hand weit wahrscheinlicher, dass die Geschlechtanhänge durchaus selbständige Bildungen ohne Beziehung zu den Extremitäten sind. Dafür spricht auch die Tatsache, dass nach E. Haase schon bei den niedrig stehenden Thysanuren homologe Geschlechtsanhänge auftreten. So wird bei Machilis, Lepisma und Lepismina die Legescheide aus 4 Anhängen des 8. und 9. Abdominalsegmentes gebildet, während beim Männchen nur 2 Anhänge des 9. Segmentes angelegt werden.

D.

Die Homologie der männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge.

Vielfach ist der Versuch gemacht worden, die bei Säugetieren unzweifelhaft bestehende Homologie der äusseren Geschlechtsteile bei männlichen und weiblichen Individuen auch für die Ordnung der Insekten als gültig zu behaupten. Um diese Frage erfolgreich diskutieren zu können, muss ich einige orientierende Bemerkungen über die weiblichen Geschlechtsanhänge der Hexapoden vorausschicken.

Nicht allen Insekten kommen weibliche Gonapophysen zu; sowohl den weiblichen Trichopteren wie auch den Lepidopteren fehlen äussere Geschlechtsanhänge vollständig. Zwar hängen bei manchen Lepidopteren an der Ventralseite der letzten Segmentringe Fortsätze, die als Gonapophysen gedeutet werden könnten, aber bei genauerer Analyse erkennt man, dass dieselben entweder Segmenten angehören, die nicht im Bereiche der Geschlechtsöffnung liegen, oder, wenn sie an den Genitalsegmenten hängen, nicht an derselben Stelle sitzen, wie die echten Gonapophysen. So entspringen z. B. nach Poljanec (25) und mir (32 d) bei manchen Cidaria-Arten aus der weichen Haut, die sich zwischen dem zehnten und elften Segmente ausspannt, fingerförmige Anhänge, deren zarte Wand mit langen Haaren dicht besetzt ist. Während der Ruhe unter die Körperoberfläche eingezogen, können diese Gebilde bei der Begattung durch den intraabdominalen Druck so stark geschwellt werden, dass sie die Hinterleibsspitze weit überragen. Da diese Anhänge aber offenbar zum zehnten und nicht zum elften oder zwölften Segmente gehören, können sie nicht als Gonapophysen angesprochen werden.

Mächtige Anhänge der elften Bauchschuppe wurden von Stichel (28) und Poljanec (25) unter dem Namen Rami bei neotropischen Lepidopteren beschrieben. Dieselben sitzen den postsegmentalen, lateralen Ecken der verhältnis-

mässig kleinen Bauchschuppe in Gestalt langer gerader oder dorsal gebogener, behaarter Stäbe an. Poljanec hat sie ohne jeglichen Grund als Homologa der Gonapophysen des elften Segmentes im weiblichen Geschlechte gedeutet. Ihre durchaus ektostische Lage macht aber jeden Vergleich mit Geschlechtsanhängen unmöglich, zumal echte Gonapophysen meines Wissens bei weiblichen Lepidopteren nicht vorkommen. Das gleiche gilt von den flügelartigen Anhängen, welche die laterale Wand des elften Segmentringes bei Hyponomeuta cognatella zieren.

Dagegen besitzen die Hymenopteren in den geraden Teilen des Stachelapparates, den Stechborsten, der Stachelrinne und den Stachelscheiden echte Gonapophysen, von denen die Stechborsten als Auswüchse der elften, die Stachelrinne und die Stachelscheiden als Anhänge der zwölften Bauchschuppe sprossen. Gegen Ende der Larvenzeit entsteht nahe dem postsegmentalen Rande der elften und hart am präsegmentalen der zwölften Bauchschuppe genau in der Medianlinie eine seichte Grube. In jeder Grube wuchert ein paar kleiner Zapfen. Während die Höckerchen des elften Segmentes in die Länge wachsen, entsteht neben den Wärzchen des zwölften Segmentes jederseits ein neuer Auswuchs völlig unabhängig von den bereits vorhandenen, sodass wir jetzt 4 getrennte Anlagen in der Genitalgrube der zwölften Bauchschuppe unterscheiden können. Von diesen zwei Zapfenpaaren verwachsen die medialen zur Stachelrinne, während aus den lateralen die Stachelscheiden hervorgehen.

Durchaus homologen Anlagen verdanken nach Dewitz (7 b) und Heymons (11 a) die Legescheiden der Orthopteren und Hemipteren ihre Entstehung, indem an der 11. Bauchschuppe ein Paar, an der 12. zwei Paare von Gonapophysen erscheinen.

Da im männlichen Geschlechte nur an der zwölften Bauchschuppe Anhänge angelegt werden, kommen die der elften Bauchschuppe angehörenden weiblichen Gonapophysen für die morphologische Vergleichung nicht in Betracht. Es erhebt sich daher nur die Frage, ob die Gonapophysen des zwölften

Segmentes in beiden Geschlechtern homolog sind. Ausschlaggebend für die Entscheidung dieser Frage ist vor allen Dingen ihre Stellung an der Bauchschuppe. Vergleichen wir die Figuren 14a u. b. mit einander, so kann es nicht

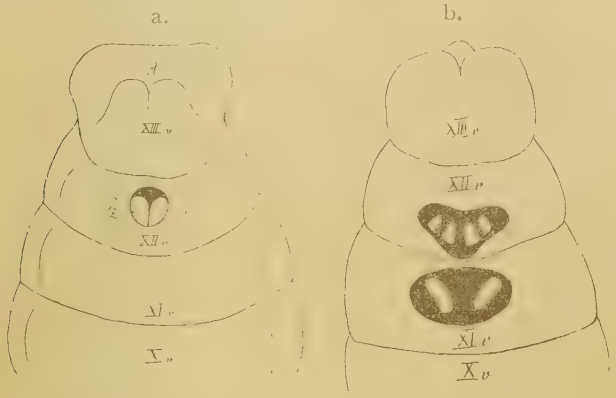

Fig. 14.
a. erste Anlage der Geschlechtsanhänge von Vespa germanica. A. After, G. Genitaltasche, Pz. Primitivzapfen, v. Bauchschuppen, X—XIII. Segmente. b. Anlage des Stachelapparates von Vespa germanica.

entgehen, dass die männliche Genitalgrube durchaus endständig, die weibliche Anlage dagegen vorderständig ist. Da nach allgemeiner Ansicht die wechselnde Lage der Anhänge an den Segmenten ein Hindernis für ihre Homologisierung bildet, müssen wir auch die männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge als verschiedene Bildungen betrachten.

Ferner ist die Differenzierung der ursprünglichen Anlage beim Männchen ganz anders als beim Weibchen. Während im weiblichen Geschlechte neben dem ersten Zapfenpaare, das zu einer langgestreckten Rinne verwächst, frühzeitig ein zweites Paar sprosst, bildet sich das Primitivzapfenpaar der Männchen durch sekundäre Spaltung und Gliederung zu dem komplizierten Geschlechtsapparate um, den wir am fertigen Insekt bewundern.

Die Gonapophysen der zwölften Bauchschuppe beider Geschlechter lassen also keine morphologische Überein-

stimmung erkennen und jeder Versuch, dieselben zu homologisieren, muss von vornherein als verfehlt bezeichnet werden.

Dies sind die wesentlichen Ergebnisse meiner morphologischen Studien über den männlichen Geschlechtsapparat einiger Insektengruppen. So dankbar es wäre, die Untersuchungen auf die übrigen Hexapoden auszudehnen, muss ich diese Arbeit doch Anderen überlassen, da mein Interesse sich neuen Problemen zugewandt hat, die meine ganze Kraft erfordern. In der Hoffnung, dass die vorliegenden Resultate meinen Nachfolgern ein willkommener Wegweiser für weitere Untersuchungen sein werden, übergebe ich diese Ausführungen der Öffentlichkeit

Literaturverzeichnis.

1. Burmeister, Handbuch der Entomologie, Berlin 1832.
2. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. (Zeitschr. f. w. Zool. XX, 537, 1870).
3. Brüel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von Calliphora erythrocephala. (Zool. Jahrb. X, 1897. Abt. Anat. Ontogenie. S. 511).
4. Carrière, Die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insektenembryonen (Biol. Centralbl. XI, 110, 1891).
5. Carrière-Bürger, Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. (Abh. der Kaiserl. Leop.-Karol. deutsch. Akad. d. Naturf. LXIX, 2. S. 340, 1898).
6. Cholodkovsky, Studien zur Entwicklungsgeschichte d. Insekten (Zeitschr. f. w. Zool. XLVIII, 89, 1889).
7. Dewitz, a) Vergl. Unters. über Bau und Entwicklung d. Stachels der Honigbiene und der grünen Heuschrecke. (Dissertation. Königsberg 1874).
   b) Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke (Zeitschr. f. w. zool. XXV, 174, 1875).
8. Graber, a) Über Polypodie bei Insektenembryonen (Morph. Jahrb. XIII, 586, 1888).
   b) Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten (Biol. Centralbl. IX, 355, 1889).
   c) Vergl. Studien am Keimstreif der Insekten (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1890).
   d) Über die morph. Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen (Morph. Jahrb. XVII, 467, 1891).
9. Ganin, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Insekten (Zeitschr. f. w. Zool. XIX, 381, 1869).
10. E. Haase, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden (Morph. Jahrb. XV. 331, 1889).

11. Heymons, a) Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten (Morph. Jahrb. XXIV, 178, 1896).
b) Grundzüge der Entwicklung des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. (Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1896. Anh.)
c) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina (Zeitschr. f. w. Zool. LXII, 581, 1897).
d) Der morphologische Bau des Insektenabdomens. (Zool. Centralbl. VI. 537. 1899).

12. Janet Chr. Limites morphologiques des anneaux post-céphaliques et Musculature des anneaux post-thoraciques chez la Myrmica rubra. (Études sur les Fourmis etc. 16. p. 1—34, 1897).

13. Jaworowski, Die Entwicklung d. Spinnapparates bei Trochosa singoriensis mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten (Jen. Zeitschr. f. Nat. XXX, 39, 1896).

14. Kahlenberg, Über die Entwicklung des Stachelapparates etc. bei der Honigbiene (Diss. Erlangen 1895).

15. V. Klinkhardt, Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. (Dissertation. Erlangen 1900).

16. M. Kluge, Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. (Arch. f. Nat. Jahrg. LXI. S. 159. 1895).

17. Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere 1890.

18. Kraepelin, Unters. über d. Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Tiere. (Zeitschr. f. w. Zool. XXIII, 289, 173).

19. Kulagin Nic., Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster (Zeitschr. f. w. Zool. LXIII, 195, 1897).

20. Michaelis, Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates der Honigbiene. (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LXVII. 1900).

21. Nussbaum, a) Zur Embryologie des Meloe proscarabaeus (polnisch). Kosmos, Lemberg, 1891. Zitiert nach Korschelt-Heider 17).
b) Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. (Zool. Anz. V. S. 637. 1882).

22. Ouljanin. Sitzungsber. d. zool. Abt. d. III. Vers. russ. Naturf. in Kiew. (Zeitschr. f. w. Zool. XXII, 289, 1872).

23. Petersen, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. (Mem. Acad. Imp. Sciences St. Pétersbourg. Serie VIII. Tom. IX. Nr. 6. 1900).

24. Peytoureau, Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insektes. Paris 1895.

25. Poljanec, Zur Morphologie der äusseren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. (Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII. 1901).

26. Rathke, Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille. (Müllers Arch. f. Anat. und Phys. 1844, S. 27).

27. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. (Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1900).

28. H. Stichel, Kritische Bemerkungen über die Artberechtigung der Schmetterlinge. I. Catonephele et Nessaea Hbn. (Berl. Ent. Zeitschr. Bd. XLIV.)

29. Verhoeff, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. (Zool. Anz. XXI, 33, 1898).

30. Verson und Bisson, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori. (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LXI. p. 318. 1896).

31. M. Wheeler, Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipteren-Embryonen. (Zool. Anz. XII, 500, 1889).

32. Zander, a) Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. (Zeitschr. f. w. Zool. LXVI, 2. p. 289, 1899).

b) Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. (Ebenda. Bd. LXVII. p. 461. 1900).

c) Beiträge zur Morphologieder männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. (Ebenda. Bd. LXX. p. 192. 1901).

d) Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. (Ebenda. Bd. LXXIV. p. 557. 1903.)